昆 虫 学 报 *Acta Entomologica Sinica*, November 2011, 54(11): 1274 - 1280　　ISSN 0454-6296

异色瓢虫显现变种复眼的形态、显微结构及其光暗条件下的适应性变化

吴春娟，陈　洁，范　凡，秦秋菊，何运转*

(河北农业大学植物保护学院，河北保定 071001)

摘要：复眼是昆虫的主要视觉器官，对于其寻找食物、配偶、栖息场所以及学习记忆等活动具有重要作用。本研究采用扫描电镜和石蜡切片技术对异色瓢虫显现变种 *Harmonia axyridis* ab. *conspicua* 复眼的外部形态和内部显微结构进行了观察。结果发现：(1)复眼近椭圆形，位于头部两侧，触角窝处有缺刻，小眼表面光滑平坦，无角膜乳突结构。其雌、雄成虫复眼的小眼数分别约为 705 和 691；(2)复眼中心区域小眼呈六边形，排列紧密，边缘区域的小眼为不规则的四边形或五边形；(3)每个小眼由角膜、晶锥、8 个小网膜细胞、视杆、基膜以及色素细胞组成。晶锥由 4 个晶锥细胞构成，8 个小网膜细胞中 6 个位于边缘、2 个位于中央；(4)暗条件下复眼显微结构存在明显差异：光适应条件下，色素颗粒主要分布在晶锥和视杆交界处的周围，周围视杆呈环形，内、外两侧均被色素颗粒包围；暗适应条件下，色素颗粒发生纵向移动，均匀地分布在晶锥和视杆的周围，周围视杆发生扭曲呈不规则的多角形，仅外侧有色素颗粒分布。结果表明，异色瓢虫显现变种的复眼属于并列复眼，可通过色素颗粒的纵向移动以及周围视杆扭曲变形等机制来适应外界明暗环境的变化。

关键词：异色瓢虫显现变种；复眼；小眼；外部形态；显微结构；光适应；暗适应

中图分类号：Q964　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2011)11-1274-07

External morphology, microstructure and light/dark adaptational changes of the compound eyes of *Harmonia axyridis* ab. *conspicua* (Coleoptera: Coccinellidae)

WU Chun-Juan, CHEN Jie, FAN Fan, QIN Qiu-Ju, HE Yun-Zhuan* (College of Plant Protection, Hebei Agricultural University, Baoding, Hebei 071001, China)

Abstract: Compound eye is the main vision organ of insect, which plays a significant role in their foraging, finding mate and habitat, learning, memory and so on. In this study, the external morphology and internal microstructure of the compound eyes of *Harmonia axyridis* ab. *conspicua* were observed by using scanning electron microscope and paraffin section. The results indicated that: (1) the compound eye is oval, and located on the lateral upside of the head. There is a nick on the compound eye, which is near to antennal socket. The surface of the ommatidia is smooth and not covered with corneal nipples. The compound eye of the female and male consists of 705 and 691 ommatidia, respectively. (2) The ommatidia located in the central region of the compound eye are typically hexagonal, while those located in the periphery of the compound eye are often of irregular, pentagonal, and even squarish shapes. (3) The ommatidium consists of corneal lens, crystalline cone, 8 retinula cells, rhabdom, basement membrane and pigment granules. The crystalline cone is composed of 4 cells. Among the 8 retinula cells, 6 cells are in the periphery and the other 2 are in the centre. (4) The microstructure of compound eye of *H. axyridis* ab. *conspicua* is significant different between dark and light adaptation. In light adaptation, most of the pigment granules are distributed between the crystalline cone and rhabdoms; the peripheral rhabdom is in ring form, and its inner and outer sides are covered with the pigment granules. In dark adaptation, the pigment granules move longitudinally and are distributed on the lateral upsides of the crystalline cone and rhabdoms; the peripheral rhabdoms twist appearing as irregular polygons, and only its outer sides are covered with the pigment granules. This study reveals that the compound eyes of *H.*

基金项目：河北省科技厅博士资金资助项目(04547001D-3)；河北省自然科学基金项目(C2008000322)；河北省强势特色学科资助项目

作者简介：吴春娟，女，1983 年 8 月生，河北省唐山市人，硕士研究生，研究方向为昆虫生理，E-mail：hua5312000@yahoo.com.cn

*通讯作者 Corresponding author, E-mail：hezy63@sina.com

收稿日期 Received：2011-04-17；接受日期 Accepted：2011-09-15

axyridis ab. *conspicua* are of the type of apposition eye, and they adapt to the change of light and dark by the mechanism of pigment granules moving longitudinally and rhabdoms twisting.

Key words: *Harmonia axyridis* ab. *conspicua*; compound eye; ommitidium; external morphology; microstructure; light adaptation; dark adaptation

异色瓢虫 *Harmonia axyridis*（Pallas）属鞘翅目瓢虫科，分布于中国、俄罗斯、蒙古、朝鲜、日本等地，对蚜虫、蚧虫和粉虱等多种重要害虫具有很强的捕食能力，目前作为一种重要的生防天敌，在全世界农业生产中广泛应用（王小艺和沈佐锐，2002；王甦等，2007）。异色瓢虫鞘翅色斑的变异极其丰富，是一个典型的多型性物种。姜文虎等（2007）报道了保定的异色瓢虫有 73 个变型；杜文梅等（2010）报道了长春的异色瓢虫有 153 个变型；荆英等（2001）考察了山西异色瓢虫，鉴定为 76 个变型，其中显现变种 *Harmonia axyridis* ab. *conspicua* 是黑底型的优势类群之一。

复眼是昆虫的主要视觉器官，在其寻找食物、配偶、栖息场所以及学习记忆等活动具有重要作用（Homberg and Paech, 2002; Stalleicken *et al.*, 2006）。因此，研究昆虫复眼的形态、结构及其视觉生理等具有重要学术意义。近年来，国内外关于昆虫复眼的研究主要集中在个体较大、易于解剖的种类，或个体较小、骨化程度不高的种类，如西方蜜蜂 *Apis mellifera*、蛾类、蝗虫、家蝇 *Musca domestica*、黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 等，在复眼的形态结构、视觉感知、光行为学等领域开始了广泛的研究（Homberg and Paech, 2002; Sakura *et al.*, 2003; Lau and Meyer-Rochow, 2007; Lau *et al.*, 2007）；而对外骨骼坚硬、体小、解剖上有一定难度的鞘翅目瓢甲科的复眼研究报道较少，仅有对七星瓢虫 *Coccinella septempunctata* Linnaeus 和龟纹瓢虫 *Propylaea japonica*（Thunberg）复眼形态结构以及电生理研究的报道（Lin, 1993；闫海燕等，2006）。鉴于此，本实验采用扫描电镜和石蜡切片技术观察研究了异色瓢虫显现变种的复眼外部形态以及明、暗适应对其复眼显微结构的影响，旨在为揭示其视觉感光机制、充分发挥其自然控制害虫的作用提供理论基础。

1　材料与方法

1.1　供试虫源

异色瓢虫显现变种成虫采自河北农业大学标本园和顺平桃园，室内饲以新鲜朝鲜毛蚜 *Chaitophorus populeti*（Panzer）和白杨毛蚜 *Lipaphis erysimi*（Kalteback），至 20 日龄时，选健壮雌雄个体备用。饲养温度为 25℃ 左右，相对湿度为 70% ~ 75%，光照 16L∶8D。

1.2　方法

1.2.1　复眼的外部形态观察：取雌雄成虫各 3 头，分别作两侧、单侧观察。镜下剪下试虫头部，置入 70% 酒精，超声波振荡去除复眼表面污物，经酒精系列浓度脱水，即 70% 酒精（10 min）→80% 酒精（10 min）→90% 酒精（10 min）→95% 酒精（10 min）→100% 酒精（10 min）→100% 酒精（10 min），临界点干燥，用导电胶将样品固定于样品台上镀金（KYKY + SBC-12 离子溅射仪），S-4800 型扫描电镜（日立有限公司）观察、测量并拍照，电镜工作电压为 3 kV。

1.2.2　复眼内部显微结构：取雌、雄成虫，分别进行光、暗适应处理，光适应即放入光培养箱中 3 h；暗适应为置于暗室适应 3 h，然后将其头部切下放入 Bouin 氏固定液中固定 24 h，经洗涤、脱水、透明、浸蜡、石蜡包埋，切 4 μm 厚连续切片，H-E 染色，中性树胶封片。切片在显微镜下（Leica, 100 ~ 1 000倍）观察、测量并拍照。

1.3　数据处理与分析

同一光适应处理后用 *T*-test 来检测在性别间复眼是否有显著性差异，数据用 DPS 软件进行方差分析，利用 Duncan 氏多重比较法进行差异显著性分析。

2　结果与分析

2.1　异色瓢虫显现变种雌、雄成虫复眼的外部形态特征

电镜下观察，其雌、雄成虫复眼外部形态相似。正面观，复眼近椭圆形，位于头部两侧，触角窝处有缺刻，小眼表面光滑平坦，无角膜乳突结构（图 1：A ~ D）。复眼中心区域的小眼形状为规则的六边形，排列紧密；边缘区域的小眼为不规则的四边形和五边形，排列较疏松（图 1：E ~ F）。雌、雄

成虫单个复眼的小眼数分别约为 705 和 691，数量间无显著差异(表 1)，其两性成虫复眼表面小眼间均有随机排列的、着生在臼状窝中的感觉毛，感觉毛的大小和形状也有差别(图 1：G ~ I)。

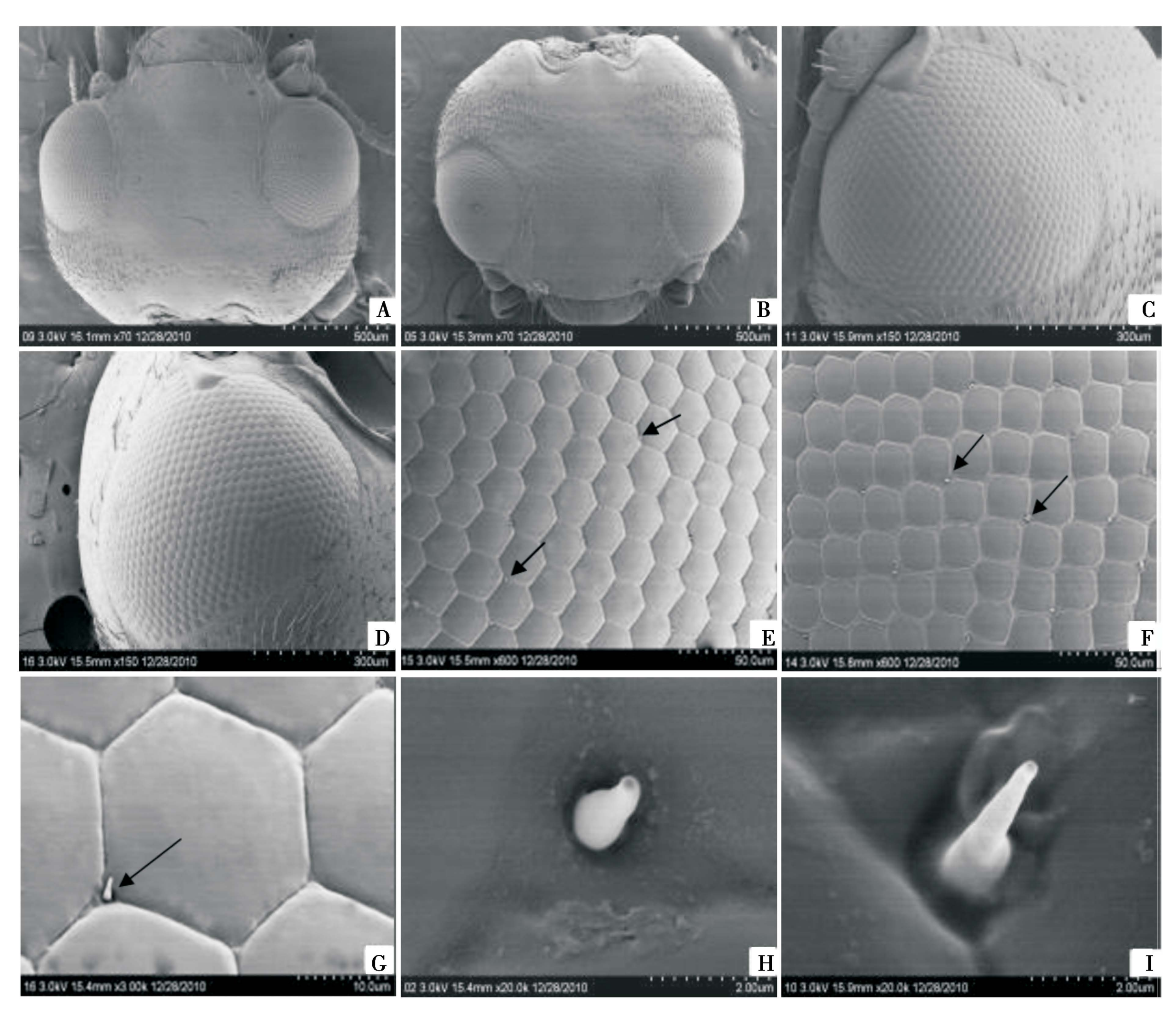


图 1 异色瓢虫显现变种雌、雄成虫复眼的扫描电镜观察

Fig. 1 Observation of the compound eyes of female and male adults of *Harmonia axyridis* ab. *conspicua* by using scanning electron microscopy

A：雌虫头部 Head of female；B：雄虫头部 Head of male；C：雌虫复眼 The compound eye of female；D：雄虫复眼 The compound eye of male；E：雄虫复眼中心区域（箭头所示为感觉毛）The center area of the compound eye of male（arrows indicate the sensilia）；F：雄虫复眼边缘区域（箭头所示为感觉毛）The periphery of compound eye of male（arrows indicate the sensilia）；G – I：复眼上的感觉毛 Sensilla of the compound eye.

表 1 异色瓢虫显现变种雌、雄成虫复眼形态和小眼数目比较

Table 1 Comparison of morphology of compound eyes and the number of ommatidia between female and male adults of *Harmonia axyridis* ab. *conspicua*

性别 Sex	小眼个数 Number of ommatidia	头正前面眼间距(μm) Distance of eyes	复眼长(背侧缘至腹侧缘)(μm) Ommatidial length (from lateral dorsal to lateral ventral)	复眼宽(前缘至后缘)(μm) Ommatidial width (from anterior to posterior)
雌虫 Female	705 ±21.65aA	697.68 ±2.8 1 aA	596.47 ±4.25 aA	489.65 ±7.36 aA
雄虫 Male	691 ±14.01aA	696.51 ±8.50 aA	588.51 ±12.90 aA	477.25 ±5.44 aA

表中数据为平均值 ± 标准差，同列数据后不同大、小字母分别表示 0.01 和 0.05 水平上差异显著(Duncan 氏多重比较)；表 2 同。The data in the table are mean ± *SD*, and values with different capital and small letters in the same column are significantly different at 0.01 and 0.05 level, respectively (Duncan's multiple range test). The same for Table 2.

2.2　异色瓢虫显现变种雌、雄成虫复眼的内部显微结构

组织切片观察，该变种异色瓢虫雌、雄成虫复眼内部显微结构基本相似，复眼的小眼主要由角膜、晶锥、视杆、色素细胞、小网膜细胞和基膜等部分组成。

2.2.1　屈光器：角膜位于小眼的最外层，横切面为六边形，其纵切面外缘稍扁平，内缘为突出的半椭圆形(图 2：A，G)。晶锥位于角膜下方，纵切观呈圆锥状，横切观由呈“X”状界限等分为 4 部分，周围有色素颗粒分布(图 2：B，G)。

2.2.2　视杆和小网膜细胞：视杆位于晶锥和基膜之间，是感受光波的重要组成部分。纵切观察周围视杆较短，中央视杆较长延伸到基膜的基部(图 2：C)。横切面观察，同一小眼视杆在不同层深水平的横切形状及面积不同。视杆远端由 2 个中央小网膜细胞组成，周围存在色素颗粒，在外围为梅花瓣状排列的 6 个边缘小网膜细胞，其相邻的周围视小杆组成近圆形的结构，随光暗条件变化，小网膜细胞周围的色素颗粒发生纵向位移来调控感杆中的光通量(图 2：D)；视杆近端只存在中央视小杆，周围视杆消失。在不同层深水平，小网膜细胞柱形状差异较大，边缘的 6 个小网膜细胞柱呈圆形，互不相连围成个梅花瓣状结构(图 2：E)。

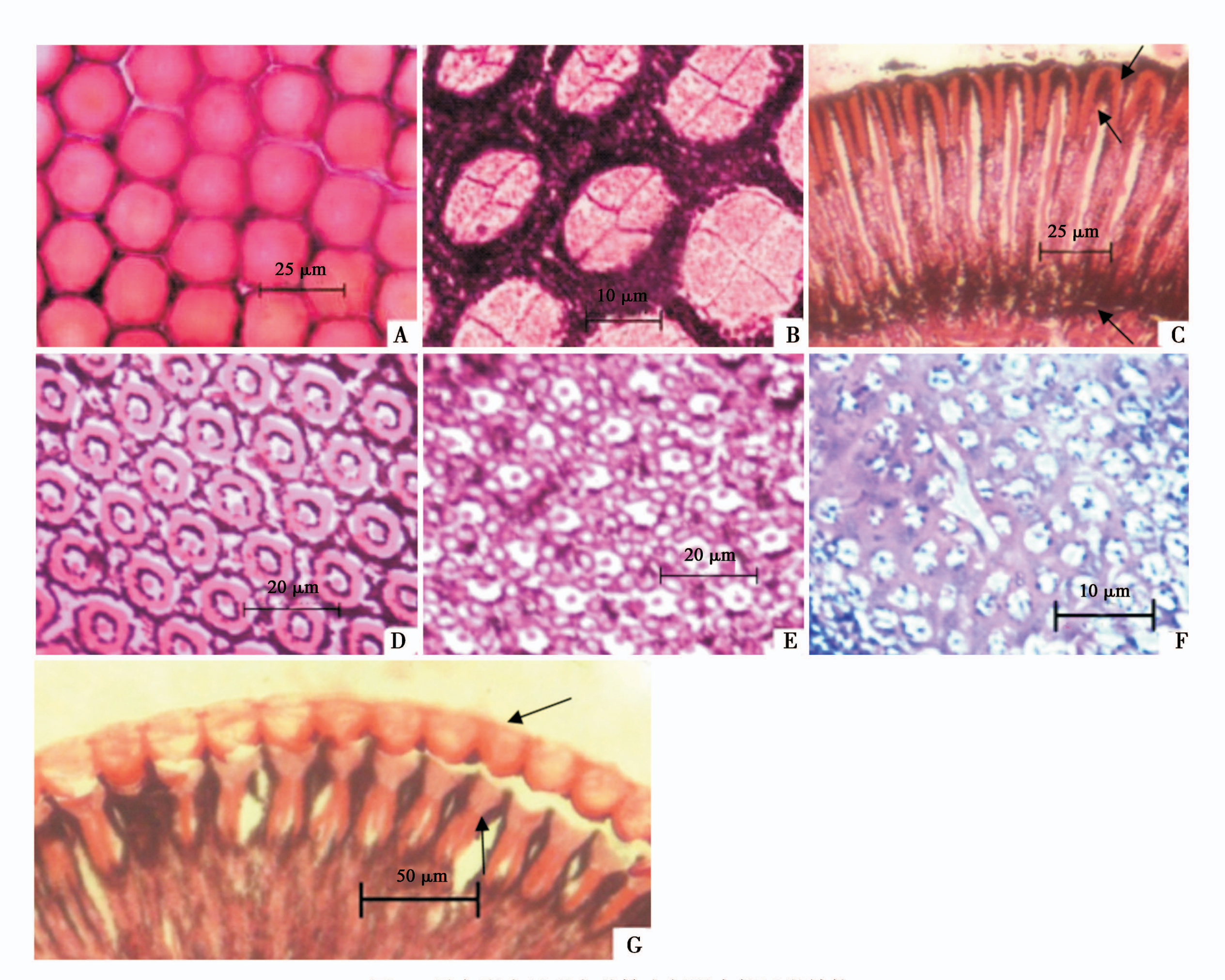


图 2　异色瓢虫显现变种雄虫复眼内部显微结构

Fig. 2　Microstructure of the compound eyes of male adults of *Harmonia axyridis* ab. *conspicua*

A：角膜横切 Cross section of the cornea；B：晶锥横切 Cross section of the crystalline cone；C：视杆纵切(上箭头所示为周围视杆，中间箭头所示为中央视杆，下箭头所示为基膜) Longitudinal section of rhabdom (the peripheral rhabdom as indicated by the upper arrow, the central rhabdom as indicated by the middle arrow, and the basement membrane as indicated by the lower arrow)；D：视杆远端横切 Cross section of the distal end of rhabdom；E：视杆近端横切 Cross section of the proximal end of rhabdom；F：基膜横切 Cross section of the basement membrane；G：角膜和晶锥纵切 (上箭头所示为角膜，下箭头所示为晶锥) Longitudinal section of cornea and crystalline cone (the cornea as indicated by the upper arrow, and the crystalline cone as indicated by the lower arrow).

2.2.3 基膜：基膜位于小眼的最底层，其纵切结构为栅栏状且两侧有分布密集的色素颗粒(图 2：C)，横切呈蜂窝状(图 2：F)。基膜是连接小眼和视神经的部分，起到机械性支撑小眼的作用，同时能将透入的光波再次反射到视杆上，增加视神经的感受性(冷雪和那杰，2009)。

异色瓢虫显现变种雌、雄成虫的晶锥长和中央视杆长无显著差异，但角膜厚度、晶锥最宽径、周围视杆长度以及小眼长度与雄成虫复眼间存在明显的差异，雌成虫略大于雄成虫(表 2)。

表 2 异色瓢虫显现变种雌、雄成虫复眼内部结构的比较

Table 2 Comparison of microstructure of compound eye between female and male adults of *Harmonia axyridis* ab. *conspicua*

性别 Sex	角膜厚(μm) Corneal thickness	晶锥长(μm) Cone length	晶锥最宽径(μm) Cone width	周围视杆长(μm) Peripheral rhabdom length	中央视杆长(μm) Central rhabdom length	小眼全长(μm) Ommatidial length
雌虫 Female	24.02 ±1.81 aA	20.42 ±1.89 aA	20.17 ±1.19 aA	28.24 ±1.43 aA	93.52 ±5.90 aA	150.44 ±10.73 aA
雄虫 Male	20.96 ±1.51 bB	19.67 ±1.28 aA	18.54 ±0.68 bB	25.41 ±1.20 bB	91.42 ±3.31 aA	138.75 ±8.67 bA

2.3 不同光暗条件下异色瓢虫显现变种雌、雄成虫复眼内部结构的差异

比较光适应和暗适应的纵切片可以看出，光适应条件下，色素颗粒主要分布在晶锥和视杆交界处的周围区域；暗适应条件下，色素颗粒发生纵向移动，均匀分布晶锥和视杆的两侧，基膜周围的色素颗粒也发生纵向向上的位移(图 3：A，B)。通过横切片观察，在光适应条件下，视杆上端的周围视杆相互连接成近圆形，且内、外部均被色素颗粒覆盖；在暗适应条件下，视杆上端的周围视杆连接成不规则的多角形、发生扭曲，且仅外部被色素颗粒覆盖。视杆的结构变化，通过减小或增大光的折射系数，来限制或增加感杆对外界光的吸收，使复眼能适应暗环境的变化(图 3：C，D)。

在相同明、暗条件下，异色瓢虫显现变种雌、雄成虫复眼的显微结构均未见明显差异。

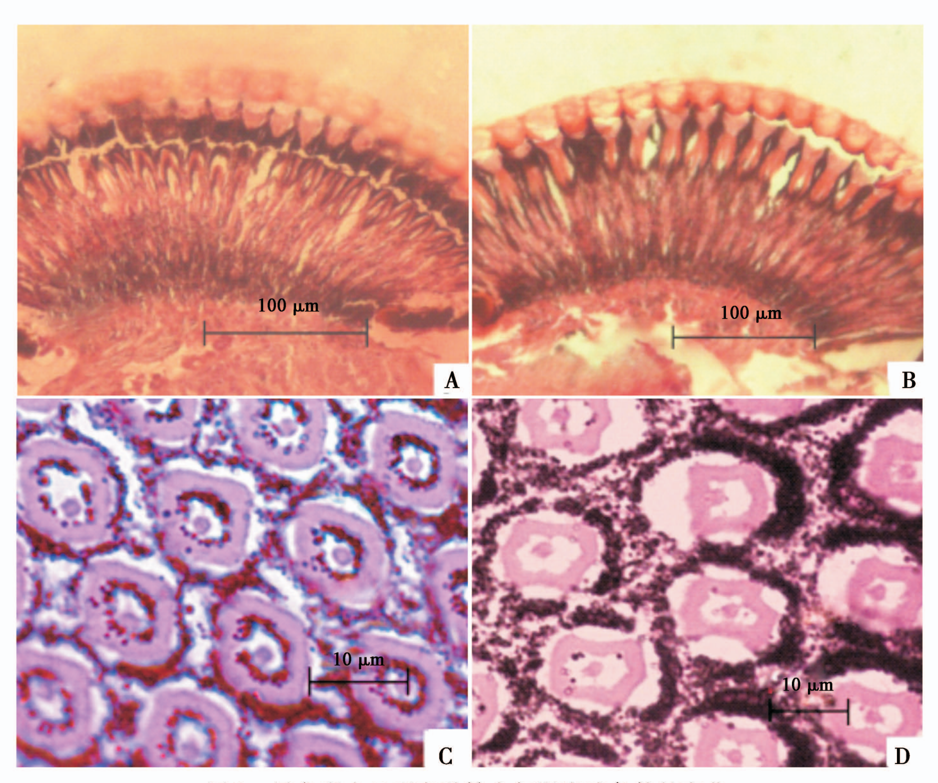


图 3 异色瓢虫显现变种雄虫复眼光暗条件的变化

Fig. 3 Light/dark adaptation in the compound eyes of male adults of *Harmonia axyridis* ab. *conspicua*

A：明适应显现变种雄成虫复眼纵切 Longitudinal section of the compound eye under light adaptation；B：暗适应显现变种雄成虫复眼纵切 Longitudinal section of the compound eye under dark adaptation；C：明适应显现变种雄成虫复眼视杆远端横切 Cross section of the distal end of rhabdom under light adaptation；D：暗适应显现变种雄成虫复眼视杆远端横切 Cross section of the distal end of rhabdom under dark adaptation.

3　结论与讨论

研究结果表明，异色瓢虫显现变种雌、雄成虫的复眼分别由 705 和 691 个小眼组成，雌、雄间无显著差异。而七星瓢虫的复眼由 980 个小眼组成(卢秀琴等，2005)，龟纹瓢虫的复眼由 630 个小眼组成(闫海燕等，2006)。异色瓢虫无论从个体大小、还是体型方面，都与七星瓢虫接近，但两者复眼的小眼数目却差异较大；而龟纹瓢虫个体明显小于异色瓢虫，但它们复眼的小眼数目接近，这是否与它们生活环境、活动时间有关，有待研究。

异色瓢虫显现变种复眼小眼表面光滑平坦，无角膜乳突结构，这与鳞翅目昆虫不同，绝大部分鳞翅目昆虫(夜行性)的小眼面表面覆盖着均匀的小圆形凸起颗粒，即角膜乳突，在中央处有一由凹凸及纹褶构成的特殊结构，其作用可以减少光的反射，增强对光的吸收，防止异物的进入(陈伟之等，2002；Lau *et al.*，2007)。而异色瓢虫属于昼行性昆虫，对光强度的感受性明显与夜行性的蛾类不同，因此缺少角膜乳突。通过切片观察异色瓢虫显现变种复眼的小眼由角膜、晶锥、视杆、小网膜细胞柱、色素细胞以及基膜组成，在其晶锥和视杆之间未发现明显的透明区域，说明复眼的类型为并列像眼，与同科的龟纹瓢虫、七星瓢虫一致(卢秀琴等，2005；闫海燕等，2006)；但与北京萤火虫 *Pyrococelia pekinensis*、古毒蛾 *Orgyia antiqua* 等夜行性昆虫不同，其晶锥和视杆之间有透明区域，属重叠像眼(吴梅英和 McIntyre，1994；Lau and Meyer-Rochow，2007)；Lau 等(2007)还认为重叠像眼可以让光线通过多小眼到达感光细胞层，比并列像眼更有利于增强对光的吸收。

本研究结果显示，异色瓢虫显现变种复眼的小眼内部含 8 个小网膜细胞，其中 6 个位于边缘、2 个位于中央；中央视杆延伸到基膜的基部，周围视杆短、且相连成近圆形，这种结构与七星瓢虫的结构非常相似(卢秀琴等，2005)。该结构既不同于一般昆虫所具有的集中型杆状体，也不同于双翅目昆虫所具有的分散型杆状体，因此被称为半集中型杆状体，这是瓢虫复眼最特殊的构造(Lin *et al.*，1992；Lin，1993；卢秀琴等，2005)。新蕈甲 *Neotriplax lewisi* 复眼结构也与之相似(Mishra and Meyer-Rochow，2006)。Lin(1993)、卢秀琴等(2005)研究发现七星瓢虫小眼中，6 个边缘小网膜细胞(1～6 号)是接收长波长光能(如 520 nm 绿色光)的受体，而 2 个中央小网膜细胞(7～8 号)是接收短波长光能(如 360 nm 紫外光、420 nm 蓝色光)的受体。那么异色瓢虫显现变种中小眼的边缘、中央小网膜细胞之间是否也存在感受不同波长的光能受体，有待于进一步研究。

本研究还发现，异色瓢虫显现变种小眼中的色素颗粒的分布随着光的明、暗变化而发生改变。光适应条件下，色素颗粒分布在晶锥和视杆交界处的周围，并且周围视杆的内、外两侧均有色素细胞的分布，从而有利于屏蔽从小眼上方正面射人的强烈的光以及从侧面相邻小眼进入的光线，可以减少大量的光到达光感受器，维持正常的视觉功能；暗适应状态下，色素颗粒较均匀地分布于视杆和晶锥的周围，并且仅在周围视杆的外侧有色素细胞的分布，由此可对小眼之间的光线起到屏蔽作用，以保证各小眼接受的光学信息互不干扰，使更多的光通过晶体进入视杆中来适应暗环境。另外，光的明、暗变化，可引起周围视杆发变化，光适应时，周围视杆相连成近圆形；暗适应时，周围视杆发生扭曲、且相连形成不规则的多角形。关于在暗条件下视杆发生扭曲这一现象，在家蝇 *M. domestica*(郭爱克等，1982)和华虻 *Tabanus mandarinus*(徐智敏等，1995)的复眼中也有报道，其通过改变微绒毛排列方向，改变了感杆对外界光的吸收，使复眼能适应暗环境的变化。由此我们推断异色瓢虫显现变种复眼可通过小眼中色素颗粒的移动以及周围视杆的变形等机制来适应外界光线的明暗变化。

参 考 文 献 (References)

Chen WZ, Yang SX, Li SM, Yang LJ, 2002. A comparative study on the surface ultrastructure of ommatidium in butterflies. *Acta Entomologica Sinica*, 45(1): 35－40. [陈伟之, 杨思咸, 李素梅, 杨丽娟, 2002. 蝶类复眼小眼面表面超微结构的比较研究. 昆虫学报, 45(1): 35－40]

Du WM, Chen LL, Ruan CC, Sun GZ, 2010. Investigations of the color variations of *Harmonia axyridis* (Pallas) in Changchun. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 26(4): 258－266. [杜文梅, 陈丽玲, 阮长春, 孙光芝, 2010. 长春市异色瓢虫色斑类型调查与研究. 中国农学通报, 26(4): 258－266]

Guo AK, Wu WG, Wang GY, Feng CH, Shi SZ, 1982. Several types of deep pseudopupil of compound eye of housefly. *Acta Physiologica Sinica*, 34(2): 143－149. [郭爱克, 吴卫国, 王谷岩, 冯春华, 石树真, 1982. 家蝇复眼的几种深伪瞳模式. 生理学报, 34(2): 143－149]

Homberg U, Paech A, 2002. Ultrastructure and orientation of ommatidia

in the dorsal rim area of the locust compound eye. *Arthropod Structure and Development*, 30: 271 – 280.

Jiang WH, Pan XH, Liu JX, Liu LB, 2007. Studies on the type of spot in the wings of *Harmonia axyridis* (Pallas) in Baoding. *Hebei Journal of Forestry and Orchard Research*, 22(2): 199 – 202. [姜文虎, 潘秀华, 刘军侠, 刘丽兵, 2007. 保定市异色瓢虫色斑类型调查研究. 河北林果研究, 22(2): 199 – 202]

Jing Y, Zhang YJ, Ma RY, 2001. Studies on the type of spot in the wings of *Harmonia axyridis* (Pallas) in Shanxi province. *Journal of Shanxi Agricultural University*, 21(3): 230 – 232. [荆英, 张永杰, 马瑞燕, 2001. 山西省异色瓢虫色斑类型考察. 山西农业大学学报, 21(3): 230 – 232]

Lau TF, Gross EM, Meyer-Rochow VB, 2007. Sexual dimorphism and light/dark adaptation in the compound eyes of male and female *Acentria ephemerella* (Lepidoptera: Pyraloidea: Crambidae). *European Journal of Entomology*, 104: 459 – 470.

Lau TF, Meyer-Rochow VB, 2007. The compound eye of *Orgyia antique* (Lepidoptera: Lymantriidae): sexual dimorphism and light/dark adaptational changes. *European Journal of Entomology*, 104: 247 – 258.

Leng X, Na J, 2009. Structure and function of insect compound eyes. *Journal of Shenyang Normal University (Natural Science)*, 27(2): 241 – 244. [冷雪, 那杰, 2009. 昆虫复眼的结构和功能. 沈阳师范大学学报(自然科学版), 27(2): 241 – 244]

Lin JT, 1993. Identification of photoreceptor locations in the compound eye of *Coccinella septempunctata* Linnaeus (Coleoptera: Coccinellidae). *Journal of Insect Physiology*, 39(7): 555 – 562.

Lu XQ, Tong LZ, Lin JD, 2005. Localization of retinula cells within an ommatidium of *Coccinella septempunctatat* L. (Coleoptera: Coccinellidae) by the rhabdomeric deformation. *BioFormosa*, 40(2): 76 – 82. [卢秀琴, 童丽珠, 林金盾, 2005. 杆小体变形法定位七星瓢虫的小眼视细胞. 生物学报, 40(2): 76 – 82]

Mishra M, Meyer-Rochow VB, 2006. Fine structure of the compound eye of the fungus beetle *Neotriplax lewisi* (Coleoptera, Cucujiformia, Erotylidae). *Invertebrate Biology*, 125(3): 265 – 278.

Sakura M, Takasuga K, Watanabe M, Eguchi E, 2003. Diurnal and circadian rhythm in compound eye of cricket (*Gryllus bimaculatus*): changes in structure and photo capture efficiency. *Zoological Science*, 20: 833 – 840.

Stalleicken J, Labhart T, Mouritsen H, 2006. Physiological characterization of the compound eye in monarch butterflies with focus on the dorsal rim area. *Journal of Comparative Physiology*, 192(3): 321 – 331.

Wang S, Zhang RZ, Zhang F, 2007. Research progress on biology and ecology of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae). *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18(9): 2117 – 2126. [王甦, 张润志, 张帆, 2007. 异色瓢虫生物生态学研究进展. 应用生态学报, 18(9): 2117 – 2126]

Wang XY, Shen ZR, 2002. Progress of applied research on multicolored Asian ladybird beetle. *Entomological Knowledge*, 39(4): 252 – 261. [王小艺, 沈佐锐, 2002. 异色瓢虫的应用研究概况. 昆虫知识, 39(4): 252 – 261]

Wu MY, McIntyre PD, 1994. A study and simulation on of the superposition imaging in the optical modeling compound eye of Beijing firefly. *Progress in Biochemistry and Biophysics*, 21(6): 535 – 539. [吴梅英, McIntyre PD, 1994. 萤火虫复眼光学模型重叠成象的研究与模拟. 生物化学与生物物理进展, 21(6): 535 – 539]

Xu ZM, Yan K, Wu MY, Wu WG, 1995. A study on the twisting of rhadomeres in compound eye of horsefly. *Acta Biophysica Sinica*, 11(2): 209 – 213. [徐智敏, 颜坤, 吴梅英, 吴卫国, 1995. 虻复眼光感受器感杆扭曲的研究. 生物物理学报, 11(2): 209 – 213]

Yan HY, Wei GS, Yan HX, Feng L, 2006. The morphology and fine structure of the compound eye of *Propylea japonica*. *Entomological Knowledge*, 43(3): 344 – 348. [闫海燕, 魏国树, 闫海霞, 冯利, 2006. 龟纹瓢虫成虫的复眼形态及其显微结构. 昆虫知识, 43(3): 344 – 348]

(责任编辑: 袁德成)